

土壤微生物膜对沙生植物幼苗光合和荧光特性的影响

吴玮婷^{1,2,3,4}, 王雨^{1,2,3,4}, 高广磊^{1,2,3,4,5}, 张英^{1,2,3,4},
丁国栋^{1,2,3,4}, 曹红雨^{1,2,3,4}

(1. 北京林业大学水土保持学院, 北京 100083; 2. 宁夏盐池毛乌素沙地生态系统国家定位观测研究站, 宁夏 盐池 751500; 3. 林业生态工程教育部工程研究中心, 北京 100083; 4. 水土保持国家林业和草原局重点实验室, 北京 100083; 5. 林木资源高效生产全国重点实验室, 北京 100083)

摘要: 为揭示土壤微生物膜对沙生植物幼苗光合和荧光特性的影响, 以沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus*)和沙打旺(*Astragalus laxmannii*)幼苗为研究对象, 设置不同菌剂施用方式(喷施、混施)和施用量(0、1、3、5、7 g·kg⁻¹和10 g·kg⁻¹)开展盆栽试验, 比较分析土壤微生物膜形成后植物气体交换和叶绿素荧光特征。结果表明:(1) 当菌剂施用量>3 g·kg⁻¹时, 固结层硬度、厚度和土壤脲酶、蔗糖酶活性均显著高于对照组($P<0.05$)。(2) 在3~7 g·kg⁻¹菌剂处理组沙打旺净光合速率显著高于对照组($P<0.05$), 且蒸腾速率(T_r)、净光合速率(P_n)和胞间CO₂浓度(C_i)均显著高于沙冬青($P<0.05$)。(3) 当菌剂施用量>5 g·kg⁻¹时沙打旺最大光化学效率(F_v/F_m)显著高于对照组($P<0.05$)。除3 g·kg⁻¹处理组之外, 沙冬青 F_v/F_m 和光化学猝灭系数(Q_p)均高于沙打旺。(4) 土壤特性、光合气体交换和叶绿素荧光三者为部分中介模型, 土壤特性的改变能直接影响沙冬青和沙打旺叶绿素荧光特性。土壤微生物膜使固结层硬度和厚度平均提高3.84%和152.85%, 土壤过氧化氢酶、脲酶和蔗糖酶活性平均增强93.37%、170.68%和256.03%。其通过改善土壤质量、提高叶片气孔导度从而增强沙冬青和沙打旺光合效率和能力, 使沙打旺和沙冬青净光合速率平均提高28.48%, F_v/F_m 平均提高0.84%。

关键词: 土壤微生物膜; 沙生植物; 光合作用; 叶绿素荧光

土壤微生物是地上-地下生态过程的联结者, 其通过自身代谢活动直接或间接地参与土壤养分循环过程^[1-2], 进而影响地上植物生理生长^[3], 对植物群落多样性和稳定性具有重要意义^[4]。土壤微生物膜是土壤微生物及其分泌物积聚形成的微生物群落, 可黏附于土壤颗粒表面发挥固土保水等重要生态功能^[5]。国内外研究普遍证实, 土壤微生物膜可有效促进土壤团聚体形成^[6-7], 进而提高土壤有机碳含量^[8-9], 提升植物净光合速率^[10]。同时, 土壤微生物膜形成时产生的胞外聚合物可与土壤水分子形成氢键, 提高土壤水分保持能力和水分利用效率^[11], 减少植物光抑制现象的发生^[12]。此外, 土壤微生物膜可以增强土壤微生物活性, 降低土壤容重^[13], 有

助于植物对光能的吸收和转化^[14], 促进植物生长发育。因此, 土壤微生物膜对于土壤风蚀防治和荒漠生态系统恢复具有重要意义, 并成为防沙治沙的新途径^[5]。

现阶段, 国内外学者围绕土壤微生物膜固沙技术开展了大量的探索性研究, 在土壤风蚀防治等方面取得了良好研究进展。研究发现, 土壤微生物膜固沙可胶结松散风沙土颗粒, 形成强度大、硬度高的土壤颗粒, 增强土壤抗蚀性^[15]; 能覆盖保护裸露沙粒, 减少风沙流撞击侵蚀, 降低土壤可蚀性^[16]; 还可改善成土环境和土壤理化性质, 遏制风沙运动, 促进流动沙丘固定^[17]。但目前, 土壤微生物膜固沙后植物生理生长、植被恢复等问题常被忽略。尤其

收稿日期: 2023-05-23; 修订日期: 2023-10-20

基金项目: 内蒙古自治区科技计划项目“毛乌素沙地系统修复新材料、新技术集成示范(2022YFHH0131)”

作者简介: 吴玮婷(1999-), 女, 硕士研究生, 主要研究方向为荒漠化防治。E-mail: wuweiting@bjfu.edu.cn

通讯作者: 高广磊。E-mail: gaoguanglei@bjfu.edu.cn

是对沙生植物的影响仍然尚不明确,制约了土壤微生物膜固沙技术对于荒漠生态系统影响的全面评价,极大限制了土壤微生物膜固沙技术的应用。

沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus*)是荒漠地区特有的旱生阔叶观花灌木和孑遗物种^[18],具有很强的耐寒、耐旱和耐盐碱特性,是优良的防风固沙树种,对荒漠地区生态稳定和生态恢复具有重要意义^[19]。沙打旺(*Astragalus laxmannii*)是牧草、绿肥和水土保持等兼用型草本植物,具有较高的防风固沙能力和营养价值^[20]。鉴于此,以沙冬青和沙打旺2种典型沙生植物幼苗为研究对象,开展室内控制实验,对比分析典型沙生植物光合荧光特征,以期揭示土壤微生物膜固沙技术对于沙生植物光合荧光特性影响,为丰富完善土壤微生物膜固沙技术提供理论依据和科技支撑。

1 材料与方法

1.1 实验材料

本研究以沙冬青、沙打旺2种典型沙生植物种子为实验材料,实验用土为宁夏盐池毛乌素沙地风沙土。供试微生物菌剂粉末购自国家微生物肥料技术研究推广中心(登记号:GT012KC011),以枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)为主,辅以短小芽孢杆菌(*B. pumilus*),活菌数约为 5×10^9 cfu·g⁻¹,并以矿物质(硅藻页岩)为吸附剂协助菌种存活。

1.2 实验设计

室内控制实验选用长×宽×高分别为40.00 cm×15.50 cm×10.00 cm长方形塑料盒为盆栽容器,每个容器用75%乙醇擦拭消毒灭菌。风沙土过2 mm筛后在高压灭菌锅中120℃灭菌25 min。每个容器内装0.40 kg(按干重计)的灭菌风沙土作为栽培基质。将沙冬青和沙打旺种子用10%的次氯酸钠溶液浸泡消毒10 min后遮光催芽^[21],随后分别选取50粒萌发种子均匀播种在花盆中,覆土厚度1 cm,出苗后每盆定苗至5株。在植物幼苗培养期间,严格控制温湿度和光照等环境因子,确保每盆幼苗所处环境条件一致。

实验设置喷施和混施2种不同菌剂施用方式,其中,喷施将菌剂粉末溶于150 mL蒸馏水后喷洒施用,混施将菌剂粉末直接与盆内风沙土充分混匀后喷洒150 mL蒸馏水。每种方式设置0、1、3、5、7 g·

kg⁻¹和10 g·kg⁻¹6个施用量梯度^[13],每个处理设置3个重复。同时,设置无菌剂对照组(CK),不添加菌剂但添加同质量蒸馏水和风沙土。自然光照,室内培养,每3 d浇1次水,浇水量根据研究区5—7月多年平均降水量折算。待幼苗长势稳定,每个花盆选取3株长势良好幼苗,在晴朗无风的上午9:00—11:00用Li-6800光合仪(LI-COR,美国)分别测定光合和叶绿素荧光参数(每个指标3个重复)。每株幼苗选取中上部大小基本一致且健康的3片叶片^[22],每个叶片测定3次。

1.3 风沙土性质测定

采用BK6000-FL电子显微镜(Cnoptec,中国)观察、拍摄土壤微生物膜形态,验证土壤微生物膜的存在。采用土壤硬度计和游标卡尺测定风沙土的固结层硬度和厚度。分别采用高锰酸钾滴定法、苯酚钠-次氯酸钠比色法和3,5-二硝基水杨酸比色法测定土壤过氧化氢酶、脲酶和蔗糖酶活性。

1.4 沙生植物光合荧光参数测定

实验期间设定PAR为1400 μmol·m⁻²·s⁻¹,空气流速500 μmol·mol⁻¹。测定指标包括:净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、胞间二氧化碳浓度(C_i)和气孔导度(G_s)等光合特征指标,及初始荧光(F_0)、最大光化学效率(F_v/F_m)、光化学猝灭系数(Q_p)和非光化学猝灭系数(NPQ)等叶绿素荧光参数。

1.5 数据处理与分析

采用Excel、SPSS和AMOS软件对实验数据进行统计分析和结构方程模型拟合,选取CFI(比较适配指数)、TLI(Tucker-Lewis指数)、NFI(模型规范适配指数)和RMSEA(渐进残差均方和平方根)等为结构方程模型适配指标^[23-24]。采用单因素方差分析(One-Way ANOVA)、双因素方差分析(Two-Way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)比较不同数据组间的差异。

2 结果与分析

2.1 风沙土性质

2.1.1 土壤微生物膜特征 未施用菌剂的对照组风沙土颗粒表面光滑,结构松散(图1a);施用菌剂后风沙土颗粒表面出现黏结点(图1b),风沙土颗粒表面被微生物和沙粒碎屑包裹(图1c);同时,有细菌微生物附着在风沙土颗粒周围(图1d)。显微观察

证实,微生物菌剂已生成土壤微生物膜,并具有胶结风沙土颗粒的重要作用。

2.1.2 风沙土固结层 双因素方差分析(表1)发现,菌剂施用方式和施用量对固结层厚度和硬度有极显著影响($P<0.01$)。随菌剂施用量增加,固结层硬度和厚度均呈上升趋势(图2)。喷施处理组固结层硬度和厚度均显著高于对照组($P<0.05$)。混施处理组固结层硬度显著高于对照组($P<0.05$)(图2a),菌剂施用量 $>3\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 处理组固结层厚度显著高于对照组($P<0.05$)(图2b)。当菌剂施用量 $>1\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 时,喷施处理组固结层硬度和厚度均显著高于混施处理组($P<0.05$)。

2.1.3 风沙土酶活性 双因素方差分析(表2)发现,

菌剂施用方式、施用量及二者的交互作用对过氧化氢酶、脲酶和蔗糖酶活性均具有显著影响($P<0.05$)。随菌剂施用量增加,土壤中过氧化氢酶、脲酶和蔗糖酶活性均呈上升趋势(图3)。当喷施菌剂施用量 $>3\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 时,3种酶活性均显著高于对照组($P<0.05$)。混施处理对过氧化氢酶活性无显著影响($P>0.05$)(图3a),当菌剂施用量 $>5\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 时,脲酶和蔗糖酶活性显著高于对照组(图3b、图3c)($P<0.05$)。相同菌剂施用量下,喷施处理3种酶活性均高于混施处理,且菌剂施用量 $>5\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 时显著高于混施($P<0.05$)。

2.2 不同菌剂施用量下沙生植物幼苗光合特征

随菌剂施用量增加,沙冬青和沙打旺蒸腾速率

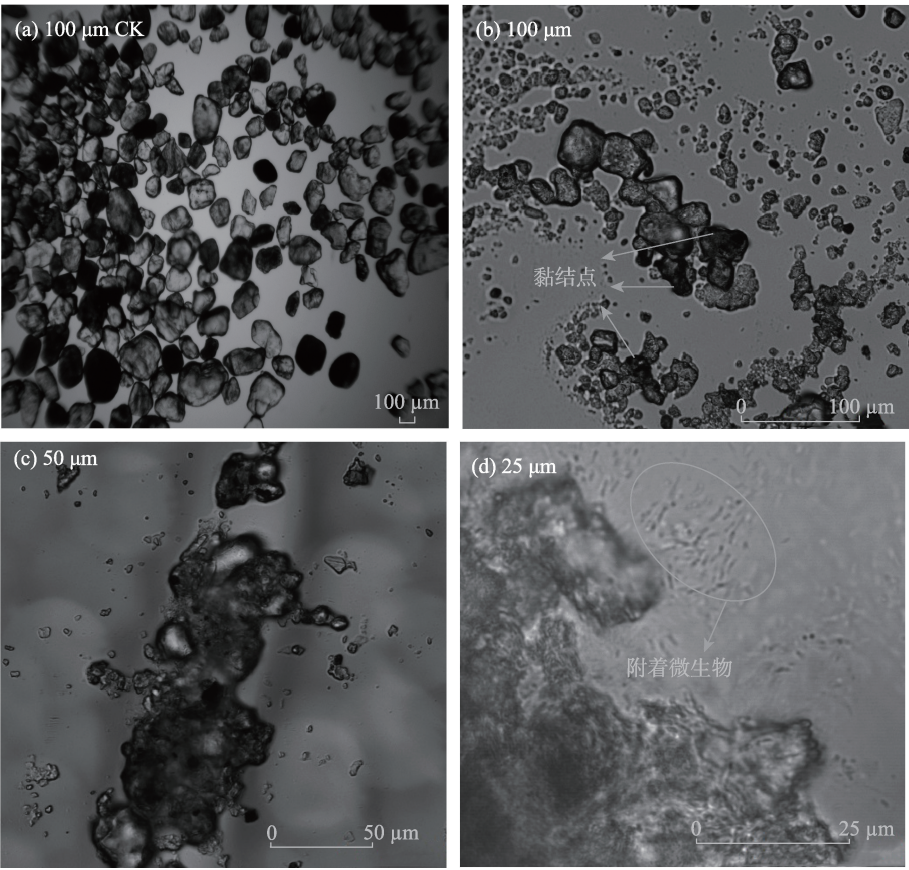
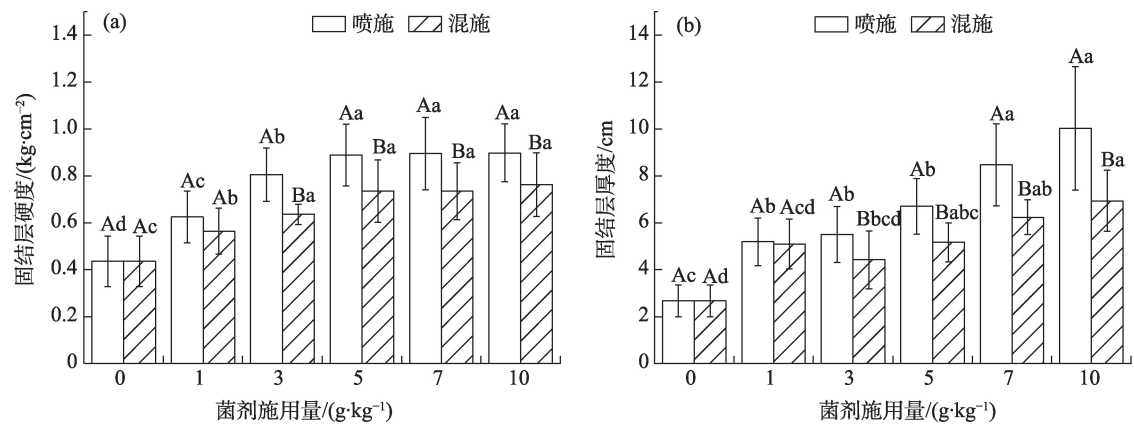


图1 风沙土显微图像
Fig. 1 Scanning electron microscope images of aeolian soils

表1 不同菌剂施用方式和施用量对土壤固结层影响的双因素方差分析

Tab. 1 Results of Two -Way ANOVA of the different bacteria application methods and amounts on soil consolidation layer						
固结层	方式		用量		方式×用量	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
厚度	32.581	0.000	42.184	0.000	1.951	0.099
硬度	58.313	0.000	88.959	0.000	7.953	0.000



注:不同大写字母表示不同菌剂施用方式间存在显著差异($P<0.05$);不同小写字母表示相同施用方式下不同菌剂施用量土壤固结层硬度、厚度存在显著差异($P<0.05$)。下同。

图2 土壤微生物膜固沙技术对土壤固结层的影响

Fig. 2 Effect of soil microbial film sand fixation technology on soil consolidation layer

表2 不同菌剂施用方式和施用量对土壤酶活性影响的双因素方差分析

Tab. 2 Results of Two -Way ANOVA of the different bacteria application methods and amounts on soil enzyme activity

酶种类	方式		用量		方式×用量	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
过氧化氢酶	21.665	0.000	2.902	0.035	3.928	0.010
脲酶	59.563	0.000	36.289	0.000	8.554	0.000
蔗糖酶	231.578	0.000	53.765	0.000	35.682	0.000

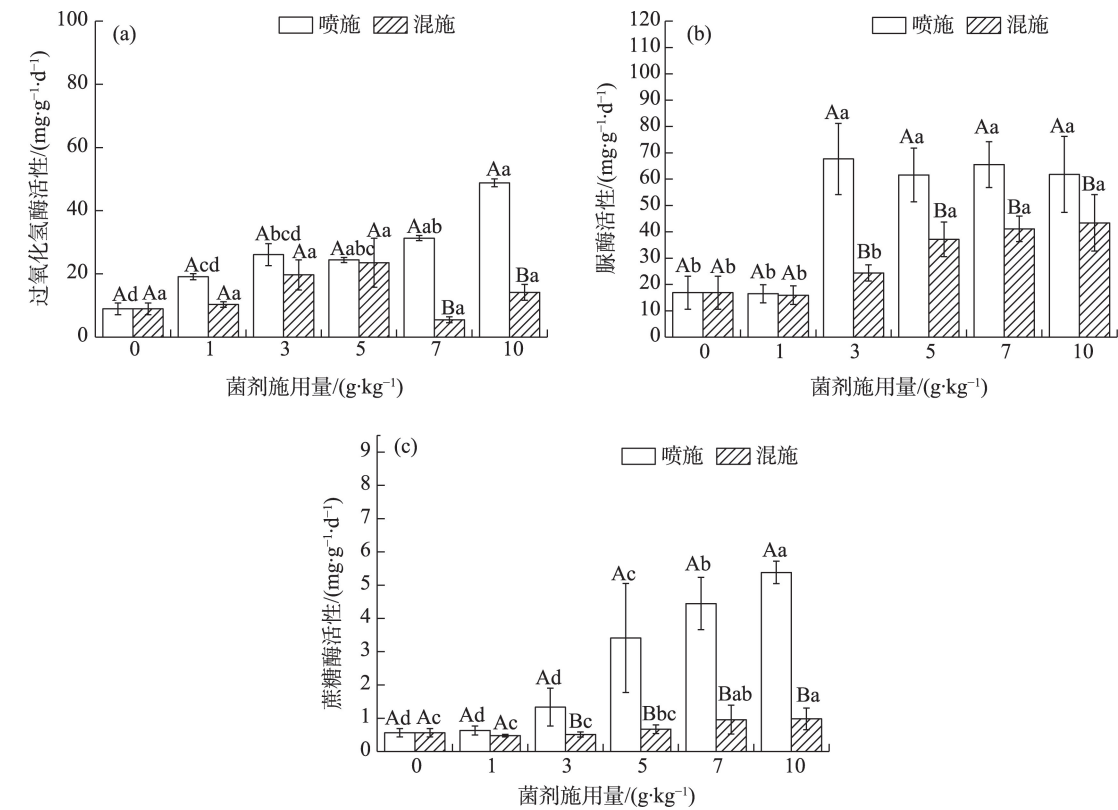


图3 土壤微生物膜固沙技术对土壤酶活性的影响

Fig. 3 Effect of soil microbial film sand fixation technology on soil enzyme activity

和净光合速率呈上升趋势,而气孔导度和胞间 CO_2 浓度先上升后下降(图4)。施用菌剂对沙冬青净光合速率无显著影响($P>0.05$),当菌剂施用量 $>7 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时沙冬青蒸腾速率、胞间 CO_2 浓度和气孔导度均显著低于对照组($P<0.05$)(图5)。3~7 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 处理组沙打旺净光合速率显著高于对照组($P<0.05$),当菌剂施用量 $>3 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时沙打旺胞间 CO_2 浓度显著低于对照组($P<0.05$)。相同菌剂施用条件下,沙打旺光合气体交换效率高于沙冬青,3~7 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 处理组沙打旺蒸腾速率、净光合速率和胞间 CO_2 浓度均显著高于沙冬青($P<0.05$)。

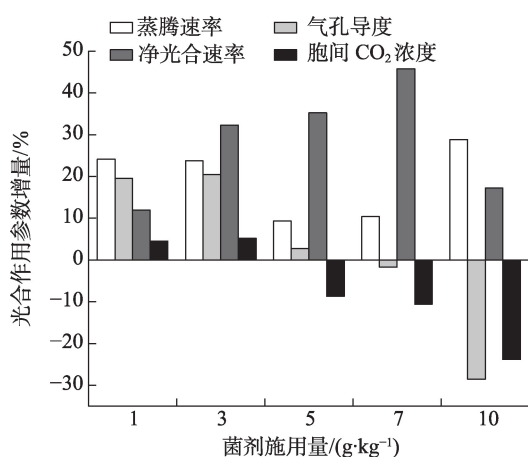


图4 不同菌剂施用量下光合作用参数的增量

Fig. 4 Increment of photosynthetic parameters under different application amount of bacteria

2.3 不同菌剂施用量下沙生植物幼苗荧光特征

随菌剂施用量增加,沙冬青和沙打旺最大光化学效率(F_i/F_m)呈波动上升趋势,非光化学猝灭系数(NPQ)和光化学猝灭系数(Q_p)呈下降趋势(图6)。1 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 处理组沙冬青 F_i/F_m 较对照显著降低($P<0.05$),随后逐渐增加(图7)。当菌剂施用量 $>5 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时沙打旺 F_i/F_m 显著高于对照组($P<0.05$)。相同菌剂施用条件下,沙冬青光合电子传递效率高于沙打旺。除3 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 和10 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 处理组之外,沙冬青 F_i/F_m 和 Q_p 均高于沙打旺, NPQ 显著低于沙打旺($P<0.05$)。

2.4 不同菌剂施用量下沙生植物光合和荧光特征变化

通过对土壤特性、植物光合气体交换和叶绿素荧光特性3类指标构建结构方程模型和修正后标准化结构方程模型路径图(图8),来反映土壤微生物

膜固沙技术对沙生植物光合和荧光特性影响过程。结构方程模型修正后各项指标均处在可接受范围内,各路径系数均通过显著性检验($P<0.05$),表明潜变量之间结构关系存在,整体模型适配度较好。除土壤特性与叶绿素荧光参数为正相关外,土壤特性与光合气体交换、光合气体交换与叶绿素荧光参数均为负相关。表明土壤微生物膜的形成改变了土壤特性,进而影响沙生植物光合气体交换和叶绿素荧光特性。与施用0~3 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 菌剂相比,施用5~10 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 菌剂后土壤特性对沙生植物气体交换和荧光特性的影响降低(图8b)。

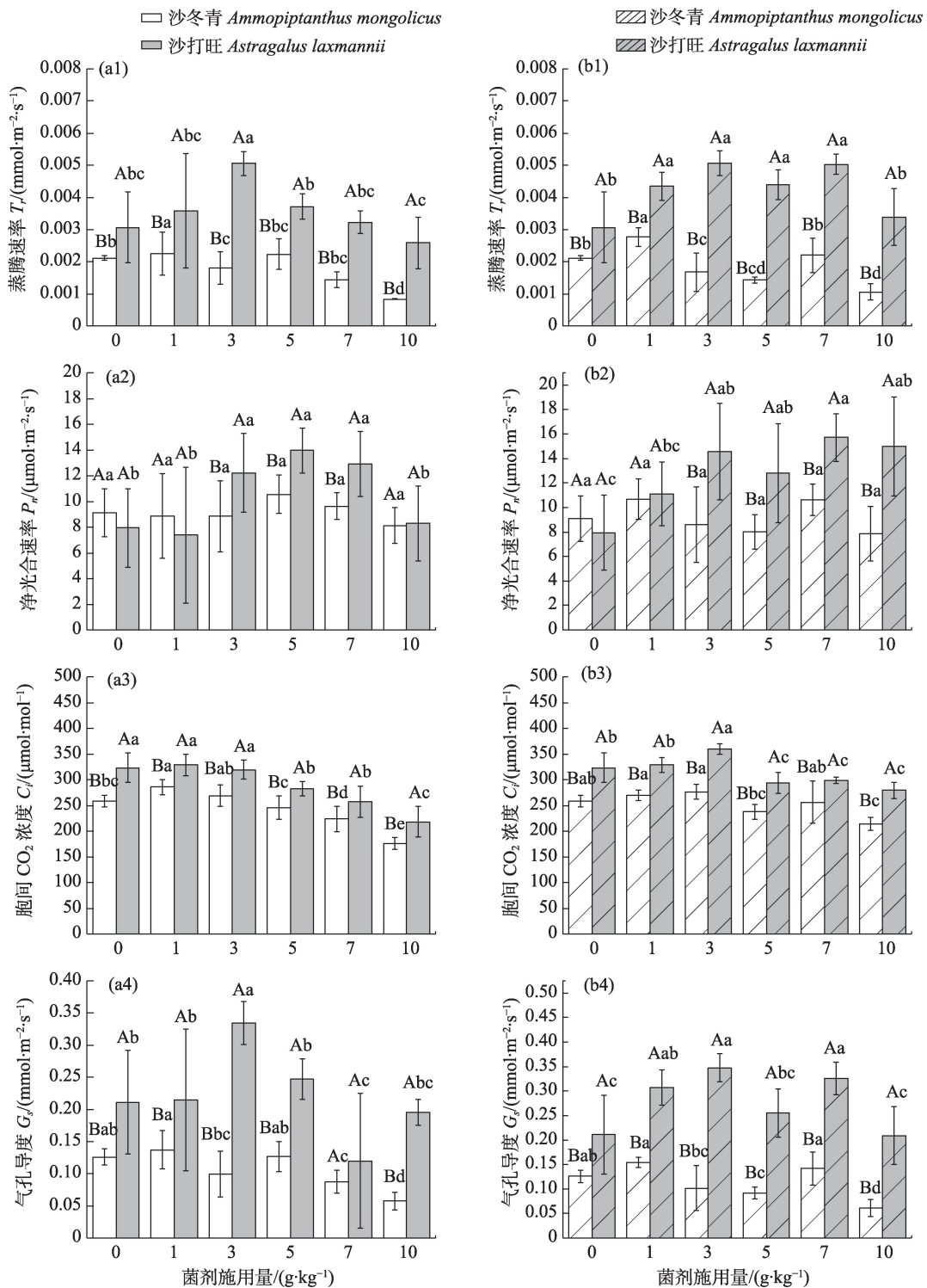
运用AMOS软件进行Bootstrap抽样,选择95%置信区间进行中介效应检验。施用0~3 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 和5~10 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 菌剂中介效应($a \times b$)、直接效应(c)和总效应均为极显著($P<0.01$),此模型为部分中介模型。表明土壤特性的改变对植物叶绿素荧光特性的直接影响为主导,而通过植物光合气体交换的改变进而间接影响叶绿素荧光特性的占比较小。

3 讨论

3.1 土壤微生物膜固沙技术对植物幼苗光合作用的影响

光合作用是植物体最基本的物质来源和能量代谢基础^[25],光合气体交换是光合作用的关键环节,能反映植物光合作用效率和能力^[26]。本研究中施用少量菌剂(1~3 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)后,沙冬青和沙打旺气孔导度和胞间 CO_2 浓度开始上升,同时净光合速率也开始增加。说明土壤微生物膜固沙技术可能是通过增强气孔导度,使更多 CO_2 扩散到叶片内为光合作用提供更多的原料,使光合速率得到提高^[27]。气孔导度对土壤水分十分敏感,土壤水分可直接影响植物体内叶片保卫细胞膨压,进而影响气孔导度^[28]。本研究中施用1 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 和3 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 菌剂下土壤固结层硬度和厚度增强,进而抑制土壤水分蒸发,提高了土壤保水能力使土壤水分增加^[29],从而沙冬青和沙打旺气孔导度逐渐增加。同时,土壤微生物膜能改善土壤结构^[13],有利于提高植物叶片质量,促进光合作用^[30]。

本研究中当菌剂施用量达到5 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时,2种植物净光合速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度和蒸腾速率均下降。说明沙冬青和沙打旺光合速率降低是由气孔限制造成的^[31]。同时,结构方程模型结果显



注:左列图为采用喷施处理对光合作用的影响;右列图为混施处理对光合作用的影响。不同大写字母表示不同植物间存在显著差异($P < 0.05$);不同小写字母表示相同植物不同菌剂施用量存在显著差异($P < 0.05$)。下同。

图5 土壤微生物膜固沙技术对光合作用的影响

Fig. 5 Effect of soil microbial film sand fixation technology on photosynthetic gas exchange

示,土壤特性与光合气体交换呈低效应负相关。说明过量菌剂(5~10 g·kg⁻¹)形成土壤微生物膜导致固结层过厚过硬,抑制土壤表面水分下渗,使土壤水分亏缺,进而使叶片气孔关闭光合速率降低^[32]。此

外,过量菌剂可能对沙冬青和沙打旺根系造成损伤,抑制根系吸收土壤水分^[33],从而导致气孔关闭、光合速率下降。由于喷施处理较混施处理能形成更硬更厚固结层,导致喷施处理下幼苗的光合速率

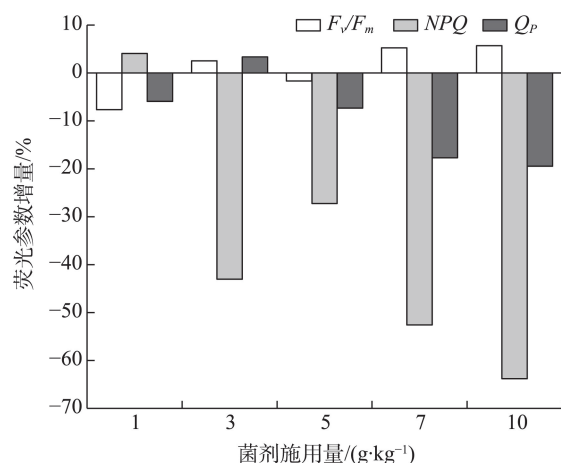
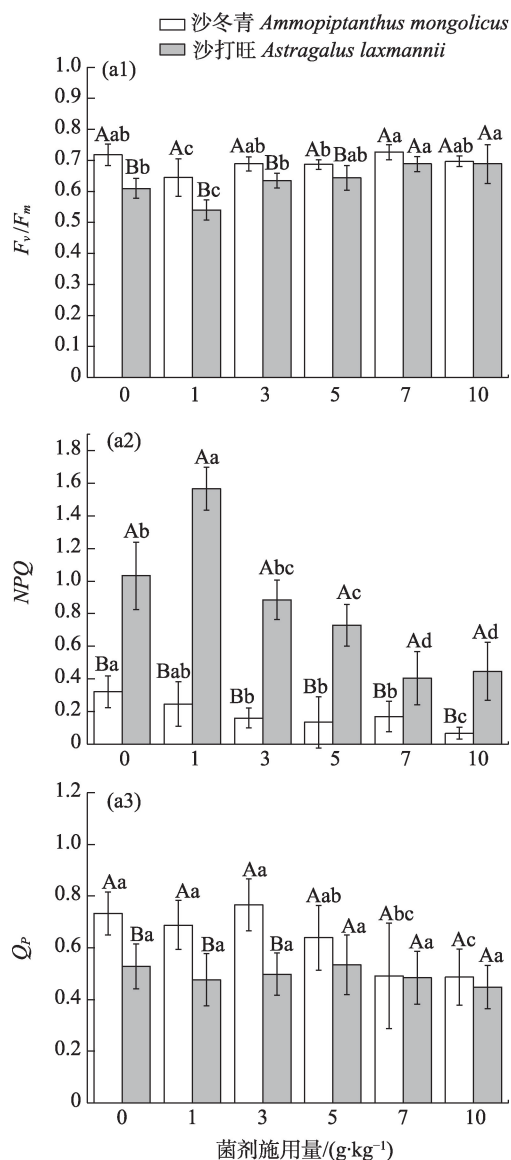


图6 不同菌剂施用量下荧光参数的增量

Fig. 6 Increment of fluorescence parameters under different application amount of bacteria



下降幅度和速度高于混施处理。本研究中2种植物叶片实际光合效率受菌剂剂量影响较大,且不同植物间也存在差异,与前人研究结果一致^[34]。土壤微生物膜固沙技术对沙打旺光合效率和能力的提高效果好于沙冬青,可能是由于不同植物种间光合生理适应方式存在差异^[35]。

3.2 土壤微生物膜固沙技术对植物幼苗叶绿素荧光的影响

叶绿素荧光与光合作用中各反应过程密切相关^[36],其被视为植物光合作用与环境关系的内在探针,可以通过荧光的变化探测光合机构的变化和光合作用受环境等的影响^[37]。本研究结构方程模型结果显示,光合气体交换对叶绿素荧光特性呈高效应负相关,沙冬青和沙打旺NPQ与 F_v/F_m 呈相反变化

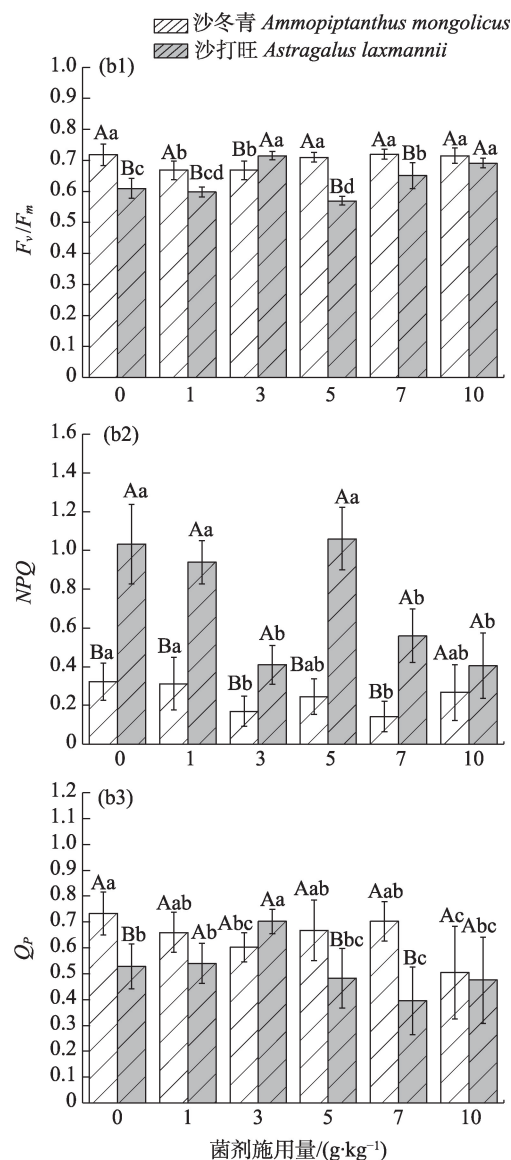
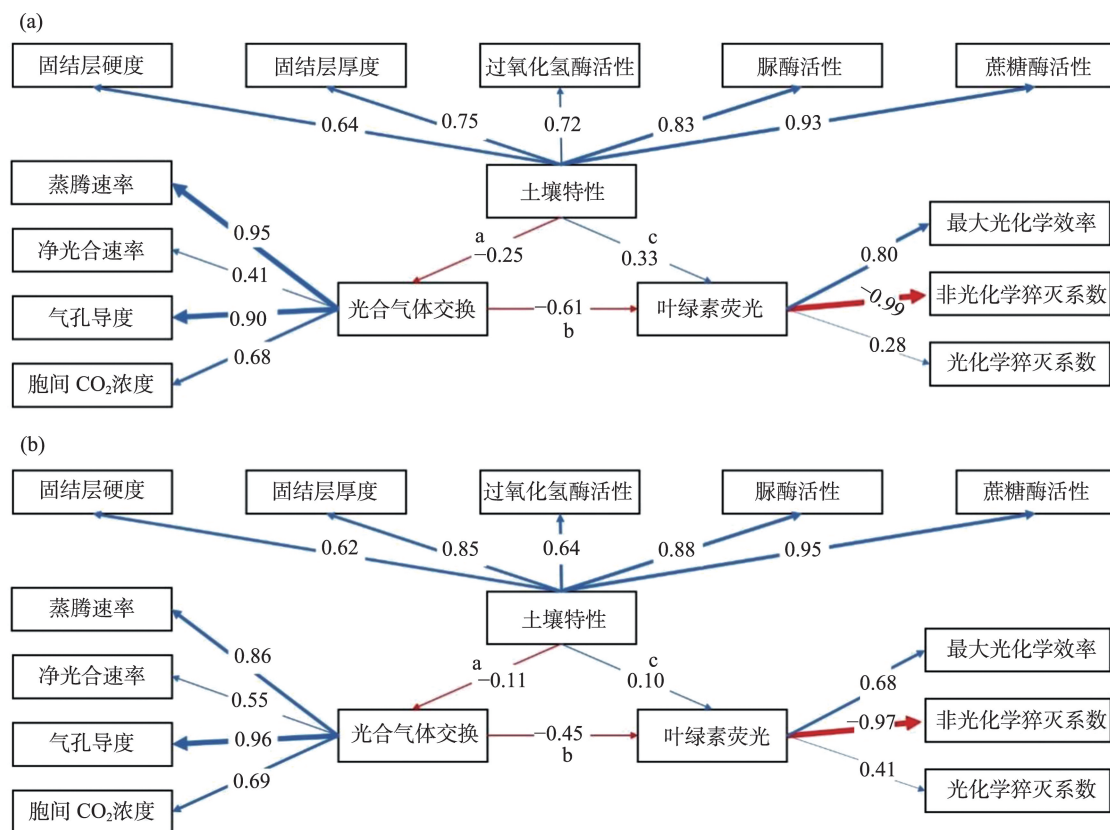


图7 土壤微生物膜固沙技术对叶绿素荧光特性的影响

Fig. 7 Effect of soil microbial film sand fixation technology on chlorophyll fluorescence characteristics



注:(a)图为菌剂施用量为0~3 g·kg⁻¹的路径分析图;(b)图为菌剂施用量为5~10 g·kg⁻¹的路径分析图。

图8 土壤微生物膜固沙技术影响沙生植物光合和荧光特性路径分析

Fig. 8 Paths analysis of photosynthesis and fluorescence characteristics effects of soil microbial films

趋势。1~3 g·kg⁻¹处理沙打旺 F_v/F_m 显著增加,同时 NPQ 显著降低 ($P<0.05$)。喷施 1 g·kg⁻¹处理沙打旺 F_v/F_m 较对照显著下降,且 NPQ 显著增加 ($P<0.05$),表明喷施 1 g·kg⁻¹菌剂使沙打旺遭遇环境胁迫,出现光抑制现象并启动自我保护机制^[38]。而混施 1 g·kg⁻¹处理沙打旺 F_v/F_m 和 NPQ 并未出现显著变化 ($P<0.05$),说明喷施菌剂较混施对植物的影响更快更直接,这与前人研究结果一致^[39]。

随菌剂施用量增加沙冬青和沙打旺 F_v/F_m 值逐渐增加,表明土壤微生物膜固沙技术对沙冬青和沙打旺光能的吸收和转换有促进作用^[40]。本研究土壤中土壤特性与荧光特性呈正相关,说明由于土壤微生物膜改善了土壤环境^[13],从而改变了植物根系生长和资源利用效率^[41],进而提高植物光合能力^[42]。同时,土壤特性的改变能通过光合气体交换间接影响荧光特性,表明土壤微生物膜能通过改良土壤增强植物光合气体交换,进而提高叶片光系统 II (PS II) 中心的活性和光能转化效率^[43]。随菌剂施用量增加沙冬青和沙打旺 Q_p 先升高后降低,表明适量的菌

剂能增加 PS II 的电子传递活性、提高植物对光能的利用效率^[44],过高的菌剂施用量则抑制 PS II 的电子传递,与相关研究结果一致^[45]。此外,5~7 g·kg⁻¹处理沙冬青和沙打旺 Q_p 下降,同时 NPQ 也逐渐下降,表明菌剂施用量过高虽然降低其光能转换效率,但并没有使植物光反应系统造成逆境伤害^[32]。土壤微生物膜固沙技术对沙冬青光合电子传递能力的提升效率高于沙打旺,可能由于沙打旺光能转换能力和光合机构保护能力较弱^[46]。

4 结论

土壤微生物膜固沙技术形成了土壤微生物膜,使土壤固结层硬度和厚度平均提高 73.84% 和 152.85%,土壤过氧化氢酶、脲酶和蔗糖酶活性平均增强 93.37%、170.68% 和 256.03%。土壤微生物膜主要通过改善土壤质量和提高叶片气孔导度 2 种方式来增强沙冬青和沙打旺光合效率和能力,使沙打旺和沙冬青净光合速率平均提高 28.48%, F_v/F_m 平均

提高0.84%。2种植物最佳菌剂施用范围为1~5 g·kg⁻¹,当菌剂施用量>5 g·kg⁻¹对2种植物光合电子传递产生抑制,但均未造成光系统损伤。研究结果可为丰富完善土壤微生物膜固沙技术提供理论依据和科技支撑。

参考文献(References):

- [1] Adomako M O, Xue W, Du D L, et al. Soil microbe-mediated N:P stoichiometric effects on *solidago canadensis* performance depend on nutrient levels[J]. *Microbial Ecology*, 2021, 83(4): 960–970.
- [2] 闫冰, 陆晴, 夏嵩, 等. 城市土壤微生物多样性研究进展[J]. *生物多样性*, 2022, 30(8): 191–204. [Yan Bing, Lu Qing, Xia Song, et al. An overview of advances in soil microbial diversity of urban environment[J]. *Biodiversity Science*, 2022, 30(8): 191–204.]
- [3] Bever J D, Dickie I A, Facelli E, et al. Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions[J]. *Trend in Ecology and Evolution*, 2010, 25(8): 468–478.
- [4] 王珍, 金轲, 丁勇, 等. 植物-土壤微生物反馈在草地演替过程中的作用机制[J]. *中国草地学报*, 2022, 44(1): 95–103. [Wang Zhen, Jin Ke, Ding Yong, et al. The mechanism of plant-soil microbial feedback in grassland succession[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2022, 44(1): 95–103.]
- [5] 阿拉萨, 高广磊, 丁国栋, 等. 土壤微生物膜生理生态功能研究进展[J]. *应用生态学报*, 2022, 33(7): 1885–1892. [Ala Sa, Gao Guanglei, Ding Guodong, et al. Eco-physiological functions of soil microbial biofilms: A review[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2022, 33(7): 1885–1892.]
- [6] Kuzyakov Y, Blagodatskaya E. Microbial hotspots and hot moments in soil: Concept and review[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 83: 184–199.
- [7] 孟庆英, 邹洪涛, 韩艳玉, 等. 秸秆还田量对土壤团聚体有机碳和玉米产量的影响[J]. *农业工程学报*, 2019, 35(23): 119–125. [Meng Qingying, Zou Hongtao, Han Yanyu, et al. Effects of straw application rates on soil aggregates, soil organic carbon content and maize yield[J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2019, 35(23): 119–125.]
- [8] 郑楠, 邵阳, 罗敏, 等. 土壤团聚体制备方法对其稳定性及固碳潜力评价的影响研究[J]. *中国环境科学*, 2022, 42(6): 2821–2827. [Zheng Nan, Shao Yang, Luo Min, et al. Effects of soil aggregate preparation methods on the stability and carbon sequestration potential evaluation[J]. *China Environmental Science*, 2022, 42(6): 2821–2827.]
- [9] Li J Y, Yuan X L, Ge L, et al. Rhizosphere effects promote soil aggregate stability and associated organic carbon sequestration in rocky areas of desertification[J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2020, 304: 107126.
- [10] 郭占强, 肖国举, 李秀静, 等. 不同土壤有机碳含量对玉米光合生理及生长发育的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2022, 40(1): 238–246. [Guo Zhanqiang, Xiao Guojun, Li Xiujing, et al. Effects of different soil organic carbon contents on photosynthetic physiology and growth of maize[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2022, 40(1): 238–246.]
- [11] 唐海, 沙俊鹏, 欧阳龙, 等. Fe(II)活化过硫酸盐氧化破解剩余污泥[J]. *化工学报*, 2015, 66(2): 785–792. [Tang Hai, Sha Junpeng, Ouyang Long, et al. Persulfate activated by Fe(II) for oxidation and disintegration of excess sludge[J]. *CIESC Journal*, 2015, 66(2): 785–792.]
- [12] 郎莹, 汪明. 春、夏季土壤水分对连翘光合作用的影响[J]. *生态学报*, 2015, 35(9): 3043–3051. [Lang Ying, Wang Ming. Effects of soil water on photosynthesis of *Forsythia suspensa* (Thunb.) Vahl in spring and summer[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(9): 3043–3051.]
- [13] 杜宇佳, 高广磊, 陈丽华, 等. 土壤微生物膜对风沙土固沙保水特性的影响[J]. *农业工程学报*, 2020, 36(17): 98–105. [Du Yujia, Gao Guanglei, Chen Lihua, et al. Effects of soil microbial films on sand fixation and water retention characteristics of aeolian soils [J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2020, 36(17): 98–105.]
- [14] 杜国栋, 郭修武, 吕德国, 等. 土壤紧实度对草莓光合特性及PS II光化学活性的影响[J]. *果树学报*, 2010, 27(4): 542–546. [Du Guodong, Guo Xiuyu, Lv Deguo, et al. Effect of soil compaction on photosynthetic characteristics and PSII Photochemistry activities in strawberry leaves[J]. *Journal of Fruit Science*, 2010, 27(4): 542–546.]
- [15] Tian K L, Wu Y Y, Zhang H L, et al. Increasing wind erosion resistance of aeolian sandy soil by microbially induced calcium carbonate precipitation[J]. *Land Degradation and Development*, 2018, 29(12): 4271–4281.
- [16] Fattahi S M, Soroush A, Huang N, et al. Biocementation control of sand against wind erosion[J]. *Journal of Geotechnical and Geoenvironmental Engineering*, 2020, 146(6): 04020045.
- [17] Zhang M X, Wang R Q, Liu F F, et al. Anti-wind erosion and anti-dust mechanisms of microbial consolidation of bare soil[J]. *Environmental Earth Sciences*, 2021, 80(21): 705.
- [18] 王晶晶, 闫海冰, 王紫瑄, 等. 断根与IBA处理对沙冬青根系质量及幼苗生长的影响[J]. *干旱区研究*, 2022, 39(1): 230–239. [Wang Jingjing, Yan Haibing, Wang Zixuan, et al. Effects of root cutting and IBA treatment on the root quality and growth of *Ammopiptanthus mongolicus* seedlings[J]. *Arid Zone Research*, 2022, 39(1): 230–239.]
- [19] 张俊, 马迎梅, 王树森, 等. 不同温度条件下沙冬青幼树对土壤失水及复水的生理响应过程[J]. *干旱区资源与环境*, 2023, 37(3): 150–161. [Zhang Jun, Ma Yingmei, Wang Shusen, et al. Physiological responses of young *Ammopiptanthus mongolicus* to soil water loss and rehydration under different temperature[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2023, 37(3): 150–161.]

- [20] 段媛君, 王百田. 不同肥料与AM真菌配施对沙打旺品质的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2019, 47(5): 118–124. [Duan Yuanjun, Wang Baitian. Effect of different fertilizers and AM fungi on quality of *Astragalus adsurgens* Pall.[J]. Journal of Northwest A & F University(Natural Science Edition), 2019, 47(5): 118–124.]
- [21] 王雨, 刘振婷, 高广磊, 等. 干旱胁迫下枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)对柠条(*Caragana korshinskii*)和沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus*)种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 中国沙漠, 2022, 42(5): 73–81. [Wang Yu, Liu Zhenting, Gao Guanglei, et al. Effects of *Bacillus subtilis* on seed germination, seedling growth of *Caragana korshinskii* and *Ammopiptanthus mongolicus* under drought stress[J]. Journal of Desert Research, 2022, 42(5): 73–81.]
- [22] 靳川, 查天山, 贾昕, 等. 干旱环境3种荒漠灌木叶绿素荧光参数动态[J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(8): 72–80. [Jin Chuan, Zha Tianshan, Jia Xin, et al. Dynamics of chlorophyll fluorescence parameters under drought condition for three desert shrub species [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(8): 72–80.]
- [23] 常巍, 李雪, 周燕飞, 等. 基于苗期叶片形态及光合特性的苜蓿种质资源抗旱性综合评价[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2020, 48(5): 57–68. [Chang Wei, Li Xue, Zhou Yanfei, et al. Screening of drought resistance indices and comprehensive evaluation of *Alfalfa germplasm* resources based on leaf morphology and photosynthetic characteristics at seedling stage[J]. Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition), 2020, 48(5): 57–68.]
- [24] Grace J B. Structural Equation Modeling and Natural Systems[M]. New York: Cambridge University Press, 2006.
- [25] Hu L T, Bentler P M. Cutoff criteria for fit indexes in covariance structure analysis: Conventional criteria versus new alternatives [J]. Structural Equation Modeling: A Multidisciplinary Journal, 1999, 6(1): 1–55.
- [26] 赵丽丽, 邓蓉, 向清华, 等. 高温对金荞麦光合气体交换和叶绿素荧光特性的影响[J]. 草业科学, 2015, 32(4): 560–569. [Zhao Lili, Deng Rong, Xiang Qinghua, et al. Effects of high temperature stress on gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters of *Fagopyrum dibotrys*[J]. Pratacultural Science, 2015, 32(4): 560–569.]
- [27] 王其传, 孙锦, 束胜, 等. 微生物菌剂对日光温室辣椒生长和光合特性的影响[J]. 南京农业大学学报, 2012, 35(6): 7–12. [Wang Qichuan, Sun Jin, Shu Sheng, et al. Effects of microbial agents on growth and photosynthesis of pepper in solar greenhouse[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2012, 35(6): 7–12.]
- [28] 朱昊阳, 李洪宇, 王晓蕾, 等. 黄土高原油松冠层气孔导度和蒸腾变化特征与模拟[J]. 生态学报, 2022, 42(22): 9130–9142. [Zhu Haoyang, Li Hongyu, Wang Xiaolei, et al. Characteristics and modeling of canopy stomatal conductance and transpiration of *Pinus tabulaeformis* on the Loess Plateau[J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(22): 9130–9142.]
- [29] 张增志, 渠永平, 王宏娟, 等. 十二烷基苯磺酸钠改性黏土抑制沙土水分蒸发[J]. 农业工程学报, 2014, 30(18): 168–175. [Zhang Zengzhi, Qu Yongping, Wang Hongjuan, et al. Inhibiting water evaporation of sand soil with clay modified by linear alkylbenzene sulfonates[J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2014, 30(18): 168–175.]
- [30] 徐澜, 高志强, 安伟, 等. 冬麦春播条件下旗叶光合特性、叶绿素荧光参数变化及其与产量的关系[J]. 应用生态学报, 2016, 27(1): 133–142. [Xu Lan, Gao Zhiqiang, An Wei, et al. Flag leaf photosynthetic characteristics, change in chlorophyll fluorescence parameters, and their relationships with yield of winter wheat sowed in spring[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27(1): 133–142.]
- [31] 杨再强, 李伶俐, 殷剑敏, 等. 灌浆初期不同时长高温胁迫对早稻叶片光合和荧光参数的影响[J]. 中国农业气象, 2014, 35(1): 80–84. [Yang Zaiqiang, Li Lingli, Yin Jianmin, et al. Effects of different duration of high temperature stress during filling stages on leaf photosynthetic and fluorescence parameters of early rice[J]. Chinese Journal of Agrometeorology, 2014, 35(1): 80–84.]
- [32] 卢广超, 许建新, 薛立, 等. 干旱胁迫下4种常用植物幼苗的光合和荧光特性综合评价[J]. 生态学报, 2013, 33(24): 7872–7881. [Lu Guangchao, Xu Jianxin, Xue Li, et al. Comprehensive evaluation on photosynthetic and fluorescence characteristics in seedlings of 4 drought resistance species[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(24): 7872–7881.]
- [33] 王玫, 尹承苗, 孙萌萌, 等. 黄腐酸微生物菌剂对连作平邑甜茶光合特性的影响[J]. 植物生理学报, 2019, 55(1): 99–106. [Wang Mei, Yin Chengmiao, Sun Mengmeng, et al. Effect of fulvic acid on leaf photosynthesis fluorescent parameters of apple (*Malus hupehensis*) under replant condition[J]. Plant Physiology Journal, 2019, 55(1): 99–106.]
- [34] 汪丛啸, 何福英, 杨梅, 等. 3种芽孢杆菌菌剂对望天树苗木生长和光合特性的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 2022, 30(2): 213–223. [Wang Congxiao, He Fuying, Yang Mei, et al. Effects of three *Bacillus agents* on growth and photosynthetic characteristics of *Parashorea chinensis* seedlings[J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2022, 30(2): 213–223.]
- [35] Jin K M, White P J, Whalley W R, et al. Shaping an optimal soil by root-soil interaction[J]. Trends in Plant Science, 2017, 22(10): 823–829.
- [36] 张利刚, 曾凡江, 刘波, 等. 绿洲-荒漠过渡带四种植物光合及生理特征的研究[J]. 草业学报, 2012, 21(1): 103–111. [Zhang Li-gang, Zeng Fanjiang, Liu Bo, et al. Study of the photosynthesis characteristics and physical signs of four plants at the desert-oasis ecotone[J]. Acta Pratacultural Sinica, 2012, 21(1): 103–111.]
- [37] 徐澜, 高志强, 安伟, 等. 冬麦春播条件下旗叶光合特性、叶绿素荧光参数变化及其与产量的关系[J]. 应用生态学报, 2016, 27(1): 133–142. [Xu Lan, Gao Zhiqiang, An Wei, et al. Flag leaf pho-

- tosynthetic characteristics, change in chlorophyll fluorescence parameters, and their relationships with yield of winter wheat sowed in spring[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27(1): 133–142.]
- [38] 张青青, 周再知, 王西洋, 等. 施肥对柚木光合生理和叶绿素荧光特性的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2021, 41(4): 31–38. [Zhang Qingqing, Zhou Zaizhi, Wang Xiyang, et al. Effects of fertilization on photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics of *Tectona grandis*[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2021, 41(4): 31–38.]
- [39] 白晶晶, 吴俊文, 李吉跃, 等. 干旱胁迫对2种速生树种叶绿素荧光特性的影响[J]. 华南农业大学学报, 2015, 36(1): 85–90. [Bai Jingjing, Wu Junwen, Li Jiyue, et al. Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence parameters of two fast-growing tree species[J]. Journal of South China Agricultural University, 2015, 36(1): 85–90.]
- [40] 黄亚丽, 郑立伟, 黄媛媛, 等. 枯草芽孢杆菌菌剂不同施用方式对甜瓜土壤微生物多样性及生长的影响[J]. 生物工程学报, 2020, 36(12): 2644–2656. [Huang Yali, Zheng Liwei, Huang Yuyuan, et al. Effects of different application methods of *Bacillus subtilis* agent on soil microbial diversity and growth of muskmelon [J]. Chinese Journal of Biotechnology, 2020, 36(12): 2644–2656.]
- [41] 唐婧文, 梁文斌, 邹辉, 等. 土壤水分胁迫对多花黄精光合作用及叶绿素荧光参数的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2019, 39(5): 110–118. [Tang Jingwen, Liang Wenbing, Zou Hui, et al. Effects of water stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of *Polygonatum cyrtoneura*[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2019, 39(5): 110–118.]
- [42] 阿力木·阿布来提, 姚怀柱, 宋云飞, 等. 海涂土壤结构改良对水稻叶绿素荧光参数和产量的影响[J]. 应用生态学报, 2019, 30(10): 3435–3442. [Alimu Abulaiti, Yao Huaizhu, Song Yunfei, et al. Effects of soil structure improvement on chlorophyll fluorescence parameters and yield of rice in a coastal reclamation region [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(10): 3435–3442.]
- [43] 李月灵, 金则新, 管铭, 等. 铜胁迫条件下土壤微生物对海州香薷光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 植物研究, 2013, 33(6): 684–689. [Li Yueling, Jin Zexin, Guan Ming, et al. Effects of soil microbes on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Elsholtzia splendens* under copper stress condition[J]. Bulletin of Botanical Research, 2013, 33(6): 684–689.]
- [44] 杨锐, 郎莹, 张光灿, 等. 野生酸枣光合及叶绿素荧光参数对土壤干旱胁迫的响应[J]. 西北植物学报, 2018, 38(5): 922–931. [Yang Rui, Lang Ying, Zhang Guangcan, et al. Responses of photosynthesis and fluorescence of *Ziziphus jujuba* var. *spinosa* soil drought stress[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2018, 38(5): 922–931.]
- [45] 王明华, 李明, 高祺, 等. 改良剂对苏打盐碱土玉米幼苗生长和生理特性的影响[J]. 生态学杂志, 2016, 35(11): 2966–2973. [Wang Minghua, Li Ming, Gao Qi, et al. Effects of amendments on growth and physiological characteristics of maize seedlings on saline-alkali soil[J]. Chinese Journal of Ecology, 2016, 35(11): 2966–2973.]
- [46] 白文玉, 铁烈华, 冯茂松, 等. 不同种源桉木嫁接幼苗光合和叶绿素荧光特征[J]. 四川农业大学学报, 2020, 38(6): 670–676, 692. [Bai Wenyu, Tie Liehua, Feng Maosong, et al. Photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of grafted *Alnus cremastogyne* seedlings from different provenances[J]. Journal of Sichuan Agricultural University, 2020, 38(6): 670–676, 692.]

Effects of soil microbial films on the photosynthesis and fluorescence characteristics of psammophyte seedlings

WU Weiting^{1,2,3,4}, WANG Yu^{1,2,3,4}, GAO Guanglei^{1,2,3,4,5}, ZHANG Ying^{1,2,3,4},
DING Guodong^{1,2,3,4}, CAO Hongyu^{1,2,3,4}

(1. School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. Yanchi Ecology Research Station of the Mu Us Desert, Yanchi 751500, Ningxia, China; 3. Engineering Research Center of Forestry Ecological Engineering, Beijing 100083, China; 4. Key Laboratory of State Forestry and Grassland Administration on Soil and Water Conservation, Beijing 100083, China; 5. State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, Beijing 100083, China)

Abstract: This study investigated the impact of soil microbial film sand fixation on the photosynthetic and fluorescence characteristics of seedlings from two psammophyte species, *Ammopiptanthus mongolicus* and *Astragalus laxmannii*. A pot experiment was conducted utilizing different application methods (spray, mix) and application amounts (0, 1, 3, 5, 7, and 10 g · kg⁻¹). After soil microbial biofilm formation, the characteristics of plant gas exchange and chlorophyll fluorescence were analyzed. The results showed that: (1) An application of bacteria exceeding 3 g · kg⁻¹ notably increased the hardness and thickness of the consolidated layer, alongside higher soil urease and sucrase activities compared to the control group ($P < 0.05$). (2) The net photosynthetic rate of *Astragalus laxmannii* in 3–7 g · kg⁻¹ treatment was significantly higher than that of the control ($P < 0.05$). Additionally, its transpiration rate, net photosynthetic rate, and intercellular CO₂ concentration surpassed those of *Ammopiptanthus mongolicus* ($P < 0.05$). (3) *Astragalus laxmannii* treated with over 5 g · kg⁻¹ displayed significantly higher F_v/F_m values compared to the control group ($P < 0.05$). Except for the 3 g · kg⁻¹ treatment, *Ammopiptanthus mongolicus* exhibited higher F_v/F_m and Q_p values than *Astragalus laxmannii*. (4) Soil properties, photosynthetic gas exchange, and chlorophyll fluorescence were partially mediated models. Changes in soil characteristics can directly affect the chlorophyll fluorescence characteristics of *Ammopiptanthus mongolicus* and *Astragalus laxmannii*. The soil microbial film increased consolidation layer hardness and thickness by 3.84% and 152.85%, respectively, and enhanced catalase, urease, and sucrase activities by 93.37%, 170.68%, and 256.03%, respectively. This improvement in soil quality and leaf stomatal conductance enhanced photosynthetic efficiency and capacity in both plants. The net photosynthetic rate and F_v/F_m increased by 28.48% and 0.84%, respectively.

Keywords: soil microbial films; psammophyte; photosynthesis; chlorophyll fluorescence